

**Implementación de un método para evaluar la hipótesis de conservadurismo de
nicho en especies hermanas de aves del norte de Suramérica**

Jose Wilson Robles Serrano

Trabajo de grado para optar por el título de Biólogo

Tutor:

Enrique Arbeláez Cortés

PhD en ciencias biológicas

Co-tutora:

Natalia Trujillo Arias

PhD en ciencias biológicas

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Bucaramanga

2021

Contenido

Introducción.....	10
1 Objetivos.....	13
1.1 Objetivo general de la pasantía	13
1.2 Objetivo general del pasante	13
1.3 Objetivos particulares	13
2 Competencias que desarrolló el pasante	14
3 Metodología.....	15
3.1 Selección de especies	15
3.2 Obtención de registros de ocurrencias	16
3.3 Curación, georreferenciación y limpieza de datos	16
3.4 Obtención de Datos climáticos	19
3.5 Análisis de conservadurismo de nicho.....	20
3.5.1 Modelamiento de nicho ambiental.....	22
3.5.2 Test de similaridad de Background	23
4 Resultados.....	25
4.1 Selección de los pares de especies hermanas.....	25
4.2 Análisis de conservadurismo de nicho.....	26
4.2.1 Modelamientos de nicho ambiental	26
4.2.2 Análisis de similaridad de nicho	27

5	Discusión	31
6	Conclusiones.....	36
7	Recomendaciones	36
	Referencias Bibliográficas.....	39
	Apéndices	50

Dedicatoria

Este trabajo de grado está dedicado principalmente a mi familia. A mi padre y madre quienes apoyaron y motivaron mi amor por la ciencia desde que era un niño, gracias a ellos por confiar y creer en mí, han sido un sólido soporte en todas las circunstancias de mi vida y testigos de mi esfuerzo para culminar con éxito esta carrera. A mi hermano, quien ha estado para mí incondicionalmente a través de todo este recorrido y quien, junto a mí, está a punto de iniciar su vida profesional.

Agradecimientos

Al Grupo de Estudios en Biodiversidad de la escuela de Biología de la Universidad Industrial de Santander, especialmente a mis tutores Enrique Arbeláez Cortés y Natalia Trujillo Arias por el tiempo, paciencia, dedicación y confianza depositados en mí durante las últimas etapas de mi carrera. A la escuela de Biología y a todos los maestros por sus enseñanzas y por fortalecer mi interés y amor por esta ciencia. A los evaluadores de mi propuesta y de mi trabajo de grado por el tiempo que dedicaron a aplicar su conocimiento y experiencia en comentar mi trabajo. Finalmente a la Universidad Industrial de Santander, donde viví la mejor etapa de mi vida y se permitió mi formación profesional.

Lista de Figuras

Figura 1. Área de estudio y puntos únicos georreferenciados de las especies utilizadas para el Modelamiento de nicho ambiental.....	21
Figura 2. Proyecciones de los ENMs generados en Maxent.	28
Figura 3. Histogramas de frecuencia del test de similitud de fondo utilizando ENMTools.	30

Lista de apéndices

Apéndice A. Pares de especies seleccionadas a partir de reconstrucciones filogenéticas publicadas entre el 2010 y el 2019.	50
Apéndice B. Número de registros recopilados de las bases de datos para cada especie. Los puntos únicos georeferenciados representa la matriz de datos final luego de la depuración y curación de datos.	51
Apéndice C. Selección de variables bioclimáticas para el modelamiento y análisis de nichos.	52
Apéndice D. Rendimiento de los ENM de cada especie generados por MaxEnt. AUC indican los valores de área bajo la curva. Los valores de umbral están basados en el umbral de “máxima sensibilidad de prueba más especificidad”.	53
Apéndice E. Resultados del análisis de similaridad de nicho. Los valores SpA y SpB representan los tamaños de muestra para la especie A y especie B en una comparación, respectivamente, los valores Dobs obtenidas con la herramienta “Niche Overlap (ASCII)” en ENMTools.	53

Resumen

Título: Implementación de un método para evaluar la hipótesis de conservadurismo de nicho en especies hermanas de aves del norte de Suramérica*

Autor: Jose Wilson Robles Serrano. **

Palabras clave: Modelamiento de nicho ambiental, divergencia de nicho, aves neotropicales, norte de los Andes

Descripción: Se evaluó la hipótesis de conservadurismo de nicho en 10 pares de especies hermanas de aves con distribuciones en el norte de Suramérica a lo largo de los Andes. Para esto se compiló una base de datos con información geográfica de los puntos de ocurrencia de cada especie de acuerdo con la información de bases de datos públicas y datos de variables climáticas. Se utilizó el método de máxima entropía (Maxent) para crear modelos de nicho ambiental que permitieron la obtención de los índices de superposición de nicho observados entre pares de especies, mediante un *test* de superposición de nichos. Las diferencias entre los nichos se evaluaron comparando los índices de superposición de nichos mediante un *test* de similaridad de nichos empleando el software ENMtools. Los resultados soportan la hipótesis del conservadurismo de nicho para seis de los diez pares de especies; sugiriendo que el conservadurismo de nicho es un factor común durante la divergencia y especiación de linajes de aves montañas neotropicales. No obstante los otros pares de especies presentaron resultados singulares que indican la existencia de otros factores adicionales durante esta diversificación al Norte de Suramérica.

*Trabajo de grado

**Universidad Industrial de Santander, Facultad de ciencias, escuela de biología.

Director: Enrique Arbeláez Cortés, MSc, PhD. Ciencias biológicas.

Abstract

Title: Implementation of a method to assess the hypothesis of niche conservatism in northern South American sister bird species.*

Author: Jose Wilson Robles Serrano. **

Keywords: Niche conservatism, niche divergence, neotropical birds, northern Andes.

Description: The niche conservatism hypothesis was tested for in 10 pairs of sister bird species ranging in northern South America along the Andes. To do this, a database including geographic information on the occurrence points of each species was compiled by retrieving data from public databases as well as data on climatic variables. The maximum entropy method (Maxent) was used to generate environmental niche models, in order to obtain the observed niche overlap indices between pairs of species, using a niche overlap test. The differences between the niches were tested by comparing the niche overlap indexes, by means of a niche similarity test in ENMtools software. The results support the hypothesis of niche conservatism for six of the ten pairs of species; suggesting that niche conservatism is a common factor during divergence and speciation of Neotropical mountain bird lineages. However, the other pairs of species presented singular results that indicate the existence of other additional factors during their diversification in the North of South America.

*Thesis.

**Universidad Industrial de Santander, Facultad de ciencias, escuela de biología.

Director: Enrique Arbeláez Cortés, MSc, PhD. Ciencias biológicas

Introducción

Una pregunta frecuente en la biología evolutiva es si la especiación se relaciona con eventos de diferenciación ecológica (FitzGerald, 2017; McCormack *et al.*, 2010) o si estas diferencias ecológicas ocurren después de la especiación (Kozak & Wiens, 2006; Peterson *et al.*, 1999). La hipótesis de conservadurismo de nicho plantea que las especies y linajes tienden a permanecer en áreas ecológicas similares a las que ocupaba la especie ancestral a partir de la cual se originaron y sugiere que la especiación tiene lugar en dimensiones geográficas, no ecológicas y que las diferencias ecológicas evolucionan más tarde (Peterson *et al.*, 1999). Por ejemplo, Price (1997) y Harvey & Rambaut (2000) plantearon que esta tendencia a mantener el nicho de la especie ancestral se evidencia fuertemente entre taxones estrechamente relacionadas (*i.e.*, especies hermanas) y estudios recientes evidencian esta tendencia a conservar los nichos ancestrales en especies de vertebrados con distribuciones alopatricas (Jiguet *et al.*, 2010; Kozak & Wiens, 2006; Navarro-Sigüenza *et al.*, 2020; Trujillo-Arias *et al.*, 2018).

Por otro lado, cuando la diversificación se da por la adaptación a nuevos ambientes el resultado esperado sería la especiación por divergencia de nicho (Graham *et al.*, 2004), es decir la hipótesis de conservadurismo de nicho se rechazaría (Moreno-Contreras *et al.* 2020). Estudios empíricos de una amplia variedad de taxones han demostrado un papel importante de la divergencia ecológica en la especiación simpátrica (Arnegard *et al.*, 2014; Payne *et al.*, 2020; Rundle & Schluter, 2012; Schliewen *et al.*, 2001), parapátrica (Berner *et al.*, 2009; Cicero & Koo, 2012; Richmond & Reeder, 2002) y alopatrica (Hernández-

Romero *et al.* 2017; Vázquez-López *et al.* 2020) y sugieren que la adaptación y la ecología son componentes importantes durante la especiación de ciertos grupos taxonómicos.

Si bien una gran variedad de metodologías han sido propuestas para responder hipótesis sobre la evolución de los nichos (Wiens *et al.*, 2010), los avances recientes en las técnicas de modelamiento de nicho ambiental (*ENM* por sus siglas en inglés) a partir de datos de ocurrencias geográficas y variables climáticas, nos permiten calcular diferencias cuantitativas del nicho entre pares de especies. Mediante la metodología introducida por Warren *et al.*, (2008) se puede inferir si los nichos observados son más similares de lo esperado dadas las diferencias ambientales fundamentales entre sus áreas potenciales de distribución (*i.e.*, *Backgrounds*), lo cual sugiere que las especies comparadas exhiben nichos conservados y que no se produjo especiación debido a la divergencia ecológica (Warren *et al.*, 2008, 2010). A partir de esto, diversos trabajos han soportado el conservadurismo de nicho en diferentes grupos taxonómicos de plantas (Guo *et al.*, 2013; Kolanowska, 2013), artrópodos (Zhao *et al.*, 2019), reptiles (Dowell & Hekkala, 2016; Schulte *et al.*, 2012) y aves (Navarro-Sigüenza *et al.*, 2020; Trujillo-Arias *et al.*, 2018; Wang *et al.*, 2017). Sin embargo, es poca la información existente sobre la hipótesis de conservadurismo de nicho para taxones distribuidos en el norte de Suramérica, dónde únicamente se ha soportado el conservadurismo de nicho para especies de anfibios del género *Rheobates* (Muñoz-Ortiz *et al.*, 2015).

El norte de Suramérica y en particular las montañas de los Andes, es reconocido por su alta riqueza de especies, especialmente de aves (Blake, 2007; Orme *et al.*, 2005) y en la última década se han realizado numerosos trabajos filogenéticos y sistemáticos para diferentes familias de aves neotropicales (*e.g.*, Avendaño *et al.*, 2016; Burns *et al.*, 2014;

Barker *et al.*, 2015; que permiten identificar pares de especies hermanas en las cuales poner a prueba la hipótesis de conservadurismo de nicho.

El objetivo de este trabajo, fue evaluar la hipótesis de conservadurismo de nicho utilizando diez pares de especies hermanas de aves que habitan en ecosistemas montañosos y que presenten distribuciones entre Perú y Venezuela a lo largo de los Andes. La expectativa teórica bajo el marco de la idea de conservadurismo de nicho, es que los *ENMs* para la mayoría de esos pares de especies hermanas no mostrarán diferencias cuantitativas significativas.

1 Objetivos

1.1 Objetivo general de la pasantía

- Adquirir las competencias necesarias para la implementación de metodologías de compilación y análisis de datos bioinformáticos para la biodiversidad, que permitan modelamiento y comparación de nichos.

1.2 Objetivo general del pasante

- Implementar un método para la evaluación de la hipótesis de conservadurismo de nicho en especies hermanas de aves con distribuciones en el norte de Suramérica.

1.3 Objetivos particulares

- Recopilar datos de registros biológicos de diferentes fuentes como: Estudios publicados, colecciones biológicas y bases de datos públicas.
- Georreferenciar datos de registros biológicos a partir de descripciones verbales de las localidades en las etiquetas, empleando fuentes secundarias (*e.g.*, gaceteros y mapas).
- Obtener información climática (*e.g.*, WorldClim) de las localidades en las que se ubican las especies.

- Modelar nichos ambientales utilizando la información geográfica asociada a las especies y la información climática de las zonas donde habitan.
- Emplear sistemas de información geográfica para proyectar los Modelos de nicho ambiental.
- Comparar los nichos ambientales de especies con un método cuantitativo estadístico.

2 Competencias que desarrolló el pasante

En el marco de actividades de la pasantía, el estudiante:

1. Recuperó información en la literatura científica acerca de relaciones filogenéticas para especies de aves del Norte de Sudamérica.
2. Curó y georreferenció datos de diversas fuentes de información de biodiversidad.
3. Organizó datos para análisis y modelamiento de nicho ambiental.
4. Manejó software para el modelamiento y comparación de nichos ambientales.
5. Implementó sistemas de información geográfica para esquematizar los resultados del modelaje de nicho.
6. Redactó claramente un informe reportando resultados obtenidos.

3 Metodología

3.1 Selección de especies

Con el fin de identificar pares de especies hermanas de aves distribuidas en la zona norte de Suramérica a lo largo de los Andes, se realizó una recopilación de artículos científicos mediante una búsqueda en bases de datos de literatura científica como PubMed (PubMed, 2019) y Google Académico (Google Inc, 2019), aplicando filtros (*e.g.* rango en los años de publicación, idioma) y el uso de palabras clave (*e.g.*, *Phylogenetics*, *Molecular Systematics*, *Neotropical Birds*), que permitieron encontrar trabajos con reconstrucciones filogenéticas para aves neotropicales. Una vez recopilados los trabajos, se realizó una revisión de la bibliografía de estos artículos, con el fin de identificar otros trabajos similares y se seleccionaron para revisión detallada aquellos que cumplían con los siguientes criterios: 1. Trabajos realizados en aves neotropicales, con un número representativo de géneros y donde se incluyeran más del 60% de las especies conocidas por género, de acuerdo a la última versión de la *worldbirdnames.org* (Gill & Donsker, 2019); 2. Artículos publicados entre los años 2010 – 2019 con el fin de asegurar que las especies hermanas incluidas se corresponden con propuestas taxonómicas actuales.

Esta estrategia permitió la selección de diez artículos, de entre 31 encontrados en la búsqueda inicial, y al revisar las relaciones filogenéticas entre las especies analizadas en cada uno, se identificaron diez pares de taxones hermanas (Ver apéndice A) con distribuciones alopátricas que abarcan desde Bolivia hasta Venezuela, sin que estas se extendieran hacia centro América o hacia las tierras bajas de la Amazonía. Esto último se

hizo con el fin, de delimitar un área de estudio circunscrita a la zona montana del norte de los Andes y que permitiera obtener resultados comparables entre la serie de pares de especies estudiadas.

3.2 Obtención de registros de ocurrencias

Dado que los análisis se fundamentan en datos de presencias de taxones en el espacio geográfico, se recopilaron registros de ocurrencias correspondientes a especímenes depositados en colecciones biológicas y observaciones mediante una búsqueda en *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF.org, 2019). Los datos de cada especie se proyectaron e inspeccionaron visualmente en el Software ArcGis 10.0 (ESRI, 2010) para garantizar que se cubrieran las distribuciones conocidas reportadas para cada especie (Birdsoftheworld.org, 2020). Para especies cuyos datos no cubrían suficientemente sus distribuciones se añadieron a la matriz de datos inicial registros de VertNet (VertNet.org, 2019) (Ver apéndice B). Los archivos originales se descargaron como archivos de texto delimitados por comas, que incluían toda la información de cada registro biológico. Cada archivo original fue manejado en el editor de texto Notepad++ V. 6.1.4 (Ho, 2003), que permitió copiar el contenido en una hoja de cálculo en Excel (Microsoft, 2013). Los datos organizados en la hoja de cálculo fueron editados dejando únicamente las columnas de "especie", "Latitud", "Longitud" y "Localidad".

3.3 Curación, georreferenciación y limpieza de datos

Las matrices de datos de las especies organizadas en las hojas de cálculo se curaron del siguiente modo: 1) eliminando registros sin datos para “coordenadas” y “localidad”; 2) eliminando registros con poca o ninguna descripción de localidad; 3) asignando datos de coordenadas a los registros con descripciones completas de localidad; pero que no tenían coordenadas, utilizando el gacetero virtual GeoNames (Geonames.org, 2019). Descripciones de localidad como: “Ibagué” o “Sierra Nevada de Santa Marta” son descripciones muy generales de localidad con un rango muy amplio en la geografía, por lo que si no se detallaba en que zonas específicas de esas regiones se registró el espécimen, estos registros eran eliminados. Un ejemplo de una descripción de localidad que pudo ser georreferenciada en estas regiones fue: “Hacienda Vista Nieva – Sierra Nevada de Santa Marta”, esta descripción de localidad, nos ubica en un sitio específico de la región demarcada como “Sierra Nevada de Santa Marta”. Además, registros con indicaciones ambiguas como “5 Km al W de Ibagué” sin ninguna otra descripción, fueron igualmente eliminadas, ya que no se especifica desde que punto de “Ibagué” se deben comenzar a trazar los 5 Km, pudiendo ser desde el límite o desde el centro de la zona demarcada como “Ibagué” en el Gacetero. Un ejemplo de una descripción de localidad que pudo ser georreferenciada fue: “Ocaña, Norte de Santander – 6,25 Km W La palmita” Esta descripción de localidad nos permite ubicarnos en una zona general, fácil de identificar en la geografía como lo es Ocaña, y luego dirigirnos hacia el Oeste ubicando la localidad específica conocida como “La palmita”.

Luego de la curación de datos para cada especie, se eliminó la columna “localidad” quedando solo 3 columnas: “especie”, “longitud” y “latitud” y se guardaron como

archivos delimitados por comas, el cual es el formato reconocido por los programas que se utilizaron.

Para reducir la auto-correlación espacial, se realizó una depuración y limpieza de datos en R-Studio utilizando los paquetes Rgeos, Sp, RangeBuilder y Maptools (R core Team, 2014) de la siguiente manera: 1) Se eliminaron los puntos duplicados, con datos de coordenadas iguales, de esta manera aunque se tomaron datos de dos bases de datos diferentes, si un espécimen fue registrado en ambas bases de datos, o varios especímenes fueron registrados con la misma coordenada, se tomará solo uno de estos registros para la matriz final. 2) Para homogeneizar los puntos en el espacio geográfico, de tal manera que no se den aglomeraciones de registros en un sitio específico, dado que estas aglomeraciones pueden deberse a factores que no tienen nada que ver con cómo realmente se distribuyen las especies (*e.g.* una mayor intensidad de muestreo en un área, registros en áreas que son de más fácil acceso que otras) y dado las variables ambientales utilizadas en este estudio son tomadas de una base de datos que se generan por interpolación entre estaciones meteorológicas, se eliminaron registros a una distancia de 5 km entre ellas. Esto permitió homogeneizar la distribución de los puntos de ocurrencias a través del espacio geográfico y de esta manera aumentar la probabilidad de que los puntos que no estén auto-correlacionados y así reducir el bias que podría producirse al tener aglomeraciones de datos en un solo lugar. Distancias mayores a esta habrían generado una pérdida de datos que para varias especies ya son escasas y una distancia menor aumentaría la probabilidad de auto-correlación 3) Se realizó una depuración manual mediante visualización en Google Earth 7.3.2 (Google Inc. 2009), eliminando algunos puntos por fuera del rango de distribución o ubicados en elevaciones que diferían a lo reportado para cada especie y se

utilizó la plataforma virtual kml reader (Apps.ingeapps.com, 2019), con la cual se recuperaron los puntos únicos georeferenciados, convirtiéndolos en un archivo delimitado por comas. Los 20 archivos (*i.e.*, uno para cada especie) que fueron depurados en este paso variaron en el número de registros (rango desde 15 registros para *Tangara rufigenis* hasta 556 para *Myioborus melanocephalus*; Ver apéndice B) y representan los puntos únicos georeferenciados con el que se desarrollaron los modelos y análisis de conservadurismo de nicho.

3.4 Obtención de Datos climáticos

Para los análisis se usaron las 19 variables bioclimáticas disponibles en WorldClim 1.4 (Hijmans *et al.*, 2005) con una resolución de 30 arc-second ($\sim 1 \text{ km}^2$ de tamaño de celda) y recortadas de acuerdo con el área de estudio, delimitada de la siguiente manera: 1) se desplegó la capa con las eco-regiones WWF (Olson *et al.*, 2001) en ArcGis (ESRI, 2010),. A fin de considerar el área general en donde las especies podrían estar, siendo así una delimitación que considera aspectos biológicos y no solo geográficos; 2) se desplegaron los puntos únicos georeferenciados de las 20 especies sobre este mapa; 3) se seleccionaron aquellas eco-regiones en donde ocurrían las especies; 4) las regiones seleccionadas fueron recortadas como una nueva capa; 5) Por tratarse de aves neotropicales una distancia de más de 100 km es considerada en general como un registro geográfico novedoso (Salaman *et al.* 2002), y en este caso por ser una zona montañosa la región en donde se hizo el estudio y que por sus características se relacionan con cambios ambientales, se usó un 25% de esa distancia para generar una zona de amortiguación

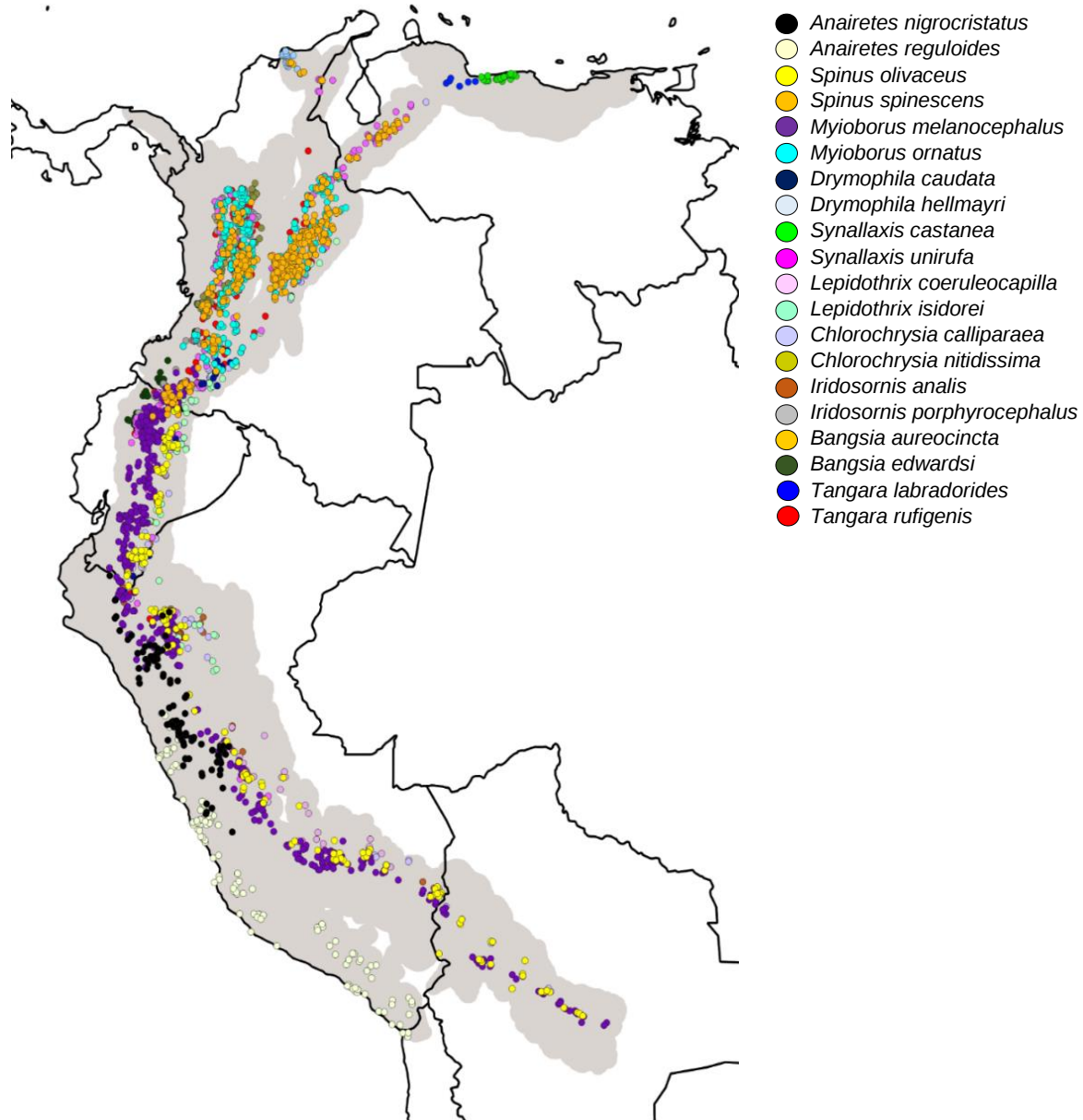
alrededor de los puntos, los cuales fueron suficientes para garantizar que no se produjera registros fuera de las regiones seleccionadas. Este contorno representa el área de estudio (Figura 1), en la cual se modeló el nicho de cada especie. Las 19 capas bioclimáticas recortadas se desplegaron usando ArcGis (ESRI, 2010) y para cada una de las 20 especies, se extrajeron los datos bioclimáticos de los puntos únicos georeferenciados y se guardaron en nuevos archivos delimitados por comas.

3.5 Análisis de conservadurismo de nicho

Para evaluar la hipótesis de conservadurismo de nicho entre las poblaciones de especies hermanas se realizó el Test de similaridad de Background (*Background similarity Test*) propuesto por Warren *et al.*, (2008). Este test utiliza el índice D de Schoener (Schoener, 1968), para indicar las diferencias cuantitativas del nicho entre dos especies, el cual, varía desde 0 indicando que los nichos no están sobrelapados, hasta 1, indicando que los nichos están totalmente sobrelapados. (Warren *et al.*, 2008). Este test compara los valores D observados (D_{obs}) obtenidos por la comparación de $ENMs$ mediante una “Evaluación/Prueba de sobrelapamiento de nicho” (*Niche overlap test*; Warren *et al.*, 2008, 2010) con los valores D simulados (D_{nul}) obtenidos mediante una “Evaluación/Prueba de background” (*Background test*; Warren *et al.*, 2008, 2010).

Figura 1

Área de estudio y puntos únicos georreferenciados de las especies utilizadas para el Modelamiento de nicho ambiental.



Nota: Área de estudio y puntos únicos georreferenciados de las especies utilizadas para el Modelamiento de nicho ambiental. El área de estudio se delimitó en base a los rangos de las distribuciones de las especies de acuerdo a lo reportado en los artículos consultados y la página Birdsoftheworld.org (2020).

3.5.1 Modelamiento de nicho ambiental

Para obtener los valores *Dobs* se generaron *ENMs* en el software MaxEnt 3.3.3 (Elith *et al.*, 2011). MaxEnt es un algoritmo con un grado de sensibilidad y precisión más alta respecto a otros algoritmos empleados en generación de *ENMs* y se demostró que junto con otros algoritmos como GLM o Bioclim presentaban resultados muy cercanos y producían un mejor rendimiento (Shabani *et al.*, 2016; Elith *et al.* 2006). Los *ENMs* fueron generados aplicando la siguiente configuración general: *Random seed (activated)*; *Random test percentage (20)*; *Replicate run type (Bootstrap)*; *Replicates (10)* y *Maximum iterations (1000)* y para el análisis final de cada especie, se seleccionaron las variables bioclimáticas rechazando primero las variables con valores de correlación > 0.9 (Guo *et al.*, 2013; Wachter *et al.*, 2016) mediante una prueba de correlación de Pearson, ejecutada en PAST (Hammer *et al.*, 2001), con estas variables se realizó un primer modelado en MaxEnt y luego se seleccionando las variables relevantes con un aporte de importancia de permutación (*i.e.*, *permutation importance*) $> 5\%$ para hacer un segundo modelado. El modelo utilizado para cada especie fue el *ENM* promedio de las 10 réplicas y su robustez se estimó con el valor del "área bajo la curva" (*AUC* por sus siglas en inglés), el cual es una métrica que estima la probabilidad de que un sitio de presencia elegido al azar se clasifique por encima de un sitio aleatorio. Los modelos con *AUC* superiores a 0.7 se consideran tradicionalmente útiles (Carlos-Júnior *et al.*, 2015; Zurell *et al.*, 2009) y los valores superiores a 0.9 se consideran modelos con buena resolución estadística del nicho ecológico de una población (Baldwin, 2009; Halley *et al.*, 2017). Los *ENMs* se visualizaron en ArcGIS y se utilizó el umbral logístico de "máxima sensibilidad de prueba más especificidad" (*i.e.*, *Maximum sensibility test plus specificity*) de cada *ENM*, para

convertirlos de probabilidad continua (valores de 0 a 1) a binarios (valores de presencia ausencia de características ambientales adecuadas para la especie). La sensibilidad es la probabilidad de que el modelo prediga correctamente una observación de una especie en un sitio, y la especificidad es la probabilidad de que un sitio de ausencia conocido se prediga correctamente, y ha demostrado ser el mejor método de selección usando datos de solo presencia como los empleados en este trabajo (Liu *et al.*, 2013; Norris, 2014; Ramoni-Perazzi *et al.*, 2020).

3.5.2 *Test de similitud de Background*

Los archivos .ASCII de los ENMs generados en MaxEnt se usaron para obtener los valores *Dobs* entre cada par de especies utilizando la herramienta de “superposición de nicho” en ENMTools 1.3 (Warren *et al.*, 2008, 2010) (Ver Apéndice D).

Para realizar el test se generaron *backgrounds* de la siguiente manera: 1) los puntos únicos georeferenciados se desplegaron en ArcGis (ESRI, 2010) y se exportaron los datos como nueva capa (*i.e shape*), 2) Debido a que la delimitación del *background* puede afectar los análisis de nicho (Warren *et al.*, 2008), se generó una zona de amortiguación alrededor de los puntos de ocurrencias de 100 km ya que se considera que la capacidad de dispersión de especies en ambientes montañosos es limitada y 100 km son suficientes para abarcar el área de distribución potencial de cada especie (FitzGerald, 2017), 3). Este *background* fue nuevamente delimitado por el área de estudio (Figura 1) con el fin de que todas las celdas obtuvieran un valor de cada variable climática, 4) se generaron 2000

puntos aleatorios en el interior del *background* de cada especie, 5) se generó un archivo delimitado por comas con la información geográfica de estos puntos.

El análisis se ejecutó utilizando los puntos únicos georreferenciados, que para motivos ilustrativos se llamarán de la especie A contra el *background* de la especie focal B y los puntos únicos georreferenciados de la especie B contra el *background* de la especie focal A. Las dos distribuciones nulas se realizaron con 100 réplicas, ya que normalmente es suficiente para rechazar la hipótesis nula con alta confianza (Halley *et al.*, 2017; Wachter *et al.*, 2016), utilizando como número de muestras del *background* el número de puntos únicos georreferenciados de la especie focal de cada comparación (Ver Apéndice D), tomados al azar dentro de la matriz de 2000 datos generada para cada especie (*e.g.* Sí para la especie focal el número de puntos únicos georreferenciados es 50, en cada replica se tomaran 50 puntos aleatorios de los 2000 puntos que representan el *background* de esa especie), y las variables bioclimáticas conjuntas de las especies A y B de cada par de especies (*e.g.* Sí para la especie A se usaron las variables BIO1 y BIO2 y para su especie hermana B se usaron BIO3 y BIO4, el set de variables utilizadas para comparar los nichos de ese par de especies fue: BIO1, BIO2, BIO3 y BIO4; Ver apéndice D), esto se hizo así bajo la lógica de que las diferencias en los nichos de cada par de especies, serian dados por esas variables que no influyen en su distribuciones pero si en la de su especie hermana, (Warren *et al.*, 2010). El *test* de *background* generó distribuciones nulas para las diferencias de nicho con los valores *D* simuladas (*D_{nul}*) para cada comparación A→B y B→A (donde las flechas indican la direccionalidad de la comparación, de la primera especie contra un *background* aleatorio derivado de la segunda especie). Los 100 *D_{nul}* de cada especie se dividieron en 21 cuantiles, utilizando RStudio mediante la función “quantile”, siendo el valor del 5% el valor de significancia $p = 0.05$ (Ver Apéndice E) y

se graficaron histogramas de frecuencia de las comparaciones por pares de especies. Los valores *Dobs* entre cada par de especies se compararon con las distribuciones de los valores *Dnul*, para detectar si las similitudes o diferencias eran estadísticamente significativas (Warren *et al.* 2008). La hipótesis nula de que los nichos por pares de especies están más conservados a lo esperado por azar es aceptada cuando la significancia estadística $p > 0.05$, es decir se acepta el conservadurismo de nicho. Por otro lado, la hipótesis alterna de que los nichos de los pares de especies son más diferentes de lo esperado por azar es aceptada cuando $p < 0.05$, es decir, se rechaza el conservadurismo de nicho.

4 Resultados

4.1 Selección de los pares de especies hermanas

Mediante las búsquedas se encontraron 31 artículos publicados entre 2010 y 2019 donde se realizan reconstrucciones filogenéticas para diferentes familias de aves neotropicales. De los artículos consultados, 10 contenían filogenias bien resueltas de especies montañas con distribuciones entre Bolivia y Venezuela de las cuales se escogieron 10 pares de especies pertenecientes a 10 géneros de 7 familias de aves Passeriformes (Ver apéndice A). Las relaciones entre los pares de especies escogidas fueron estimadas mediante análisis bayesianos y de máxima parsimonia con valores de soporte de nodos superiores a 0.95 y

95%, respectivamente, lo que indica que se trata de taxones hermanos cuyas relaciones están bien soportadas de acuerdo a los datos.

4.2 Análisis de conservadurismo de nicho

4.2.1 Modelamientos de nicho ambiental

Las proyecciones geográficas de los *ENMs* se muestran en la Figura 2. Los *ENMs* se desempeñaron mejor que un modelo al azar con valores de AUC superiores a 0.9 y con rango de umbral logístico de 0.1668 a 0.7546 (Ver Apéndice D; Figura 2). Para la mayoría de especies, las proyecciones predichas (*i.e.*, nicho fundamental) están de acuerdo con los contornos generales de las distribuciones geográficas conocidas actuales de cada taxon (*i.e.*, nicho realizado) (Figura 2). Sin embargo, para las especies *S. castanea* y *T. rufigenis* que tienen distribuciones restringidas en el norte Venezuela, las proyecciones geográficas predijeron áreas adecuadas muy alejadas de sus límites de distribución conocidas hacia los Andes venezolanos, la serranía del Perijá, la Sierra Nevada de Santa Marta y la ladera oeste de los Andes desde Ecuador hasta el sur de Perú. Resultados similares fueron encontrados para la especie *D. hellmayri* endémica de la Sierra Nevada de Santa Marta, cuya predicción de nicho se extendió hacia la Serranía del Perijá, los Andes venezolanos y el norte de Venezuela. Esta sobrepredicción puede ser resultado del *background* utilizado, ya que se usó el mismo para las todas las comparaciones y es un *background* muy amplio para estas especies con distribuciones tan restringidas, Sin embargo, estos resultados indican que en

estas regiones predichas fuera de los límites de distribución conocida, se presentan condiciones climáticas de nicho fundamental para la distribución de estas especies.

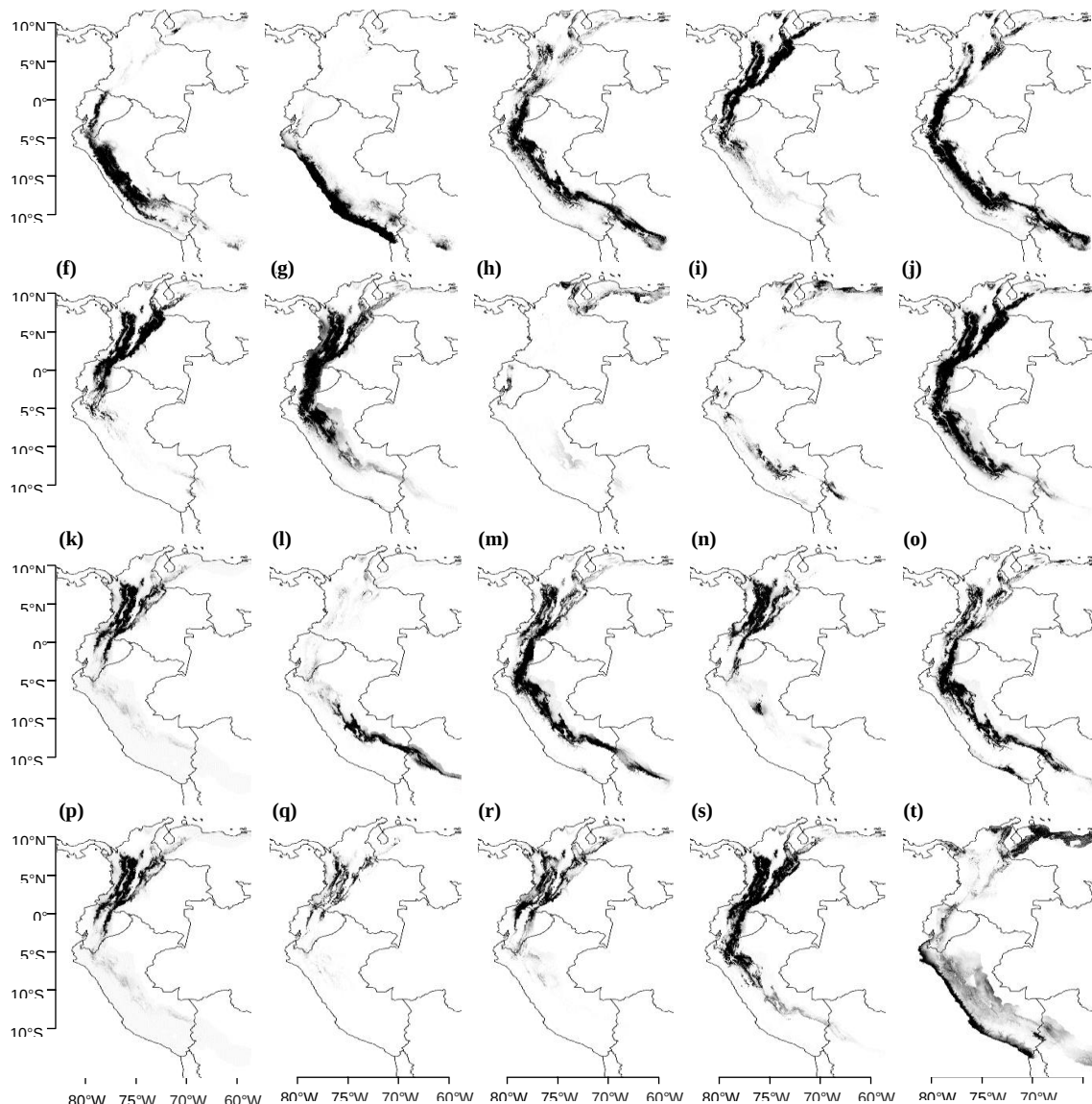
4.2.2 *Análisis de similitud de nicho*

Las comparaciones de los valores *Dobs* indicaron una baja superposición de *ENMs* entre cada par de especies, con un rango de *Dobs* de 0.05 a 0.58, siendo las especies *D. caudata* – *D. hellmayri* el par con la menor cantidad de superposición de nicho exhibida y *B. aureocincta* – *B. edwardsi* el par con la mayor cantidad de superposición de nicho exhibida (Ver Apéndice D).

Los resultados del *background similarity test* sugieren que el conservadurismo de nicho es el patrón más común observado en aves neotropicales con distribuciones en el norte de Suramérica a lo largo los Andes. De las diez comparaciones, seis soportan la hipótesis de conservadurismo de nicho (Figura 3b, c, f, g, h, i). En particular, los valores *Dobs* aceptan la hipótesis nula ($p > 0.05$) de que los nichos por pares de especies son más parecidos a lo se esperaría por azar, en cada una de las comparaciones $A \rightarrow B$ y $B \rightarrow A$ (Ver Apéndice D), soportando el conservadurismo de nicho para los pares de especies de *Myioborus*, *Chlorochrysa*, *Bangsia*, *Spinus*, *Lepidothrix* e *Iridosornis*.

Figura 2

Proyecciones de los ENMs generados en Maxent.



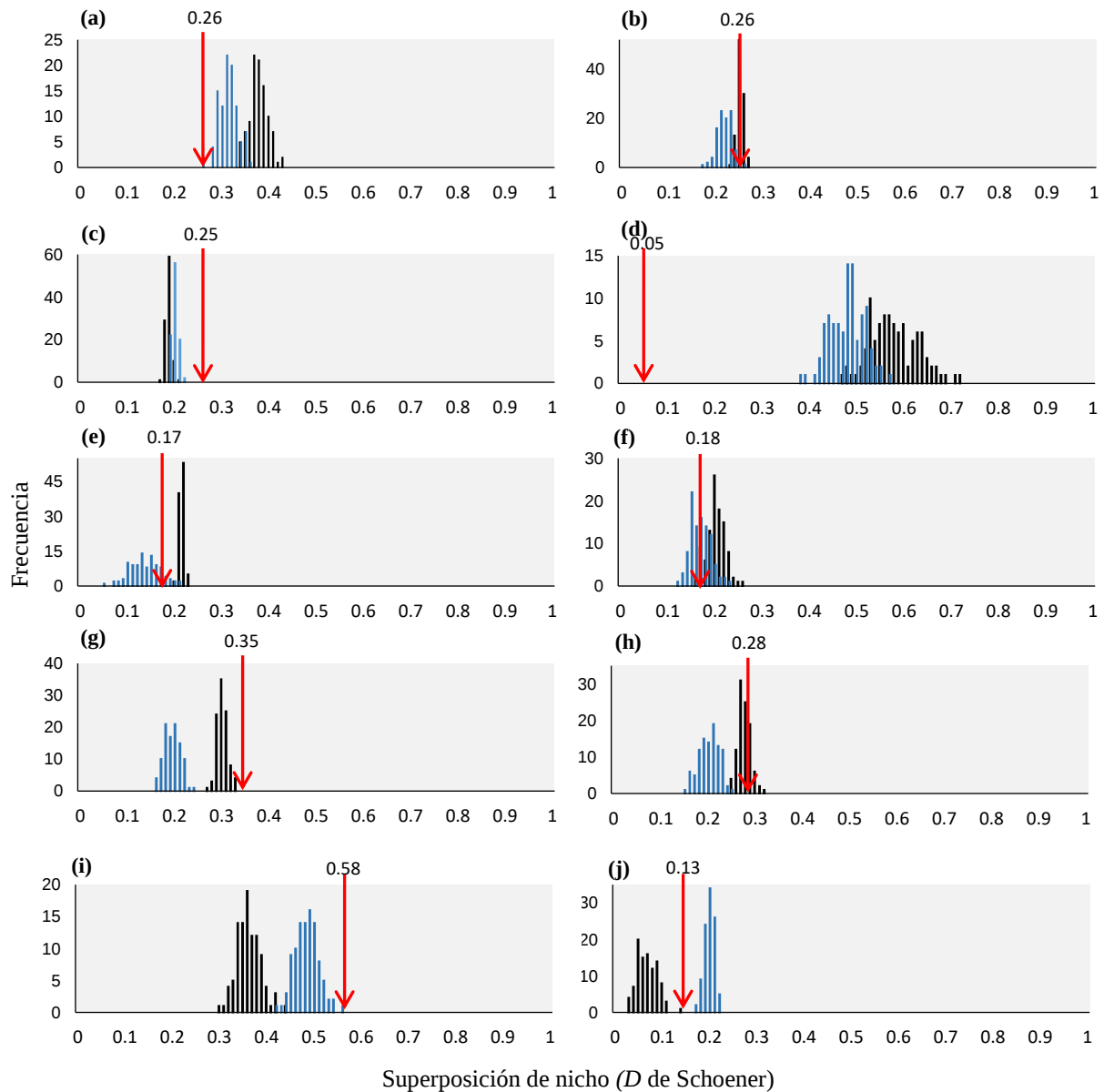
Nota. Las áreas adecuadas predichas son mostradas en negro. (a) *A. nigrocristatus*, (b) *A. reguloides*, (c) *S. olivaceus*, (d) *S. spinescens*, (e) *M. melanocephalus*, (f) *M. ornatus*, (g) *D. caudata*, (h) *D. hellmayri*, (i) *S. castanea*, (j) *S. unirufa*, (k) *L. coeruleocapilla*, (l) *L. isidorei*, (m) *C. calliparaea*, (n) *C. nitidissima*, (o) *I. analis*, (p) *I. porphyrocephalus*, (q) *B. aureocincta*, (r) *B. edwardsi*, (s) *T. labradorides*, (t) *T. rufigenis*.

Por otro lado, los valores *Dobs* para los pares de especies de los géneros *Synallaxis* y *Tangara* aceptan la hipótesis nula ($p > 0.05$) e indicaron conservadurismo de nicho en una sola dirección (Figura 3e y j). Los valores *Dobs* en las comparaciones *S. unirufa* $\rightarrow$ *S. castanea* y *T. labradorides* $\rightarrow$ *T. rufigenis* evidencian que los nichos entre estos pares de especies son más similares de lo que se esperaría según las condiciones climáticas disponibles en sus regiones ($p > 0.05$; Ver Apéndice D) soportando la hipótesis de conservadurismo de nicho en esta comparación. Sin embargo, en sus comparaciones complementarias, los valores *Dobs* muestran diferencias significativas ($p < 0.05$), indicando que sus nichos están menos superpuestos de lo que se esperaría según las condiciones climáticas disponibles en sus regiones ($p < 0.05$; Ver Apéndice D) lo cual rechaza la hipótesis de conservadurismo de nicho.

Únicamente los pares de especies de *Anairetes* y *Drymophila* indican diferencias significativas en cada uno de los modelos $A \rightarrow B$ y $B \rightarrow A$ y rechazan la Hipótesis nula ($p < 0.05$; Figura 3a y d; Ver Apéndice D). Esto evidencia que sus nichos son menos similares de lo que se esperaría según las condiciones climáticas disponibles en sus regiones; lo que rechaza la hipótesis de conservadurismo de nicho y sugiere que la divergencia de nicho puede estar direccionando los procesos de especiación en estas especies.

Figura 3

Histogramas de frecuencia del test de similitud de background utilizando ENMTools.



Nota. Los valores de superposición de nicho observados para cada par de especies (Dobs) (líneas rojas) se comparan con las distribuciones nulas (D simulados) de similitud de nicho. Se generan dos distribuciones nulas para cada comparación por pares: una basada en el Modelo de nicho ambiental de la especie A en comparación con 100 ENMs generados a partir de puntos aleatorios del rango geográfico de la especie B y viceversa; Comparaciones

por pares entre: (a) *A. nigrocristatus* – *A. reguloides* (negro), *A. reguloides* – *A. nigrocristatus* (azul), (b) *S. olivaceus* – *S. spinescens* (negro), *S. spinescens* – *S. olivaceus* (azul), (c) *M. melanocephalus* – *M. ornatus* (negro), *M. ornatus* – *M. melanocephalus* (azul), (d) *D. caudata* – *D. hellmayri* (negro), *D. hellmayri* – *D. caudata* (azul), (e) *S. castanea* – *S. unirufa* (negro), *S. unirufa* – *S. castanea* (azul), (f) *L. coeruleocapilla* – *L. isidorei* (negro), *L. isidorei* – *L. coeruleocapilla* (azul), (g) *C. calliparaea* – *C. nitidissima* (negro), *C. nitidissima* – *C. calliparaea* (azul), (h) *I. analis* – *I. porphyrocephalus* (negro), *I. porphyrocephalus* – *I. analis* (azul), (i) *B. aureocincta* – *B. edwardsi* (negro), *B. edwardsi* – *B. aureocincta* (azul), (j) *T. labradorides* – *T. rufigenis* (negro), *T. rufigenis* – *T. labradorides* (azul).

5 Discusión

Si bien todas las comparaciones presentan valores de superposición bajos, seis de las diez comparaciones soportaron la hipótesis de conservadurismo de nicho, indicando que es el patrón más común observado. Las comparaciones *M. melanocephalus* - *M. ornatus*, con tiempo de divergencia de 0.5 millones de años en el pasado (*Mya*), *B. aureocincta* - *B. edwardsi* con tiempo de divergencia de 0.8 *Mya*, *C. calliparaea* - *C. nitidissima*, con tiempo de divergencia de 2 *Mya*, *S. olivaceus* - *S. spinescens* con tiempo de divergencia de 0.3 *Mya*, *L. coeruleocapilla* - *L. isidorei* con tiempo de divergencia < 2 *Mya* e *I. analis* - *I. porphyrocephalus* con tiempo de divergencia de 2.5 *Mya*, indicaron que sus nichos están

más conservados de lo que se esperaría dadas las condiciones climáticas disponibles en sus regiones. Estos resultados están de acuerdo en que dadas las condiciones climáticas disponibles, los pares estrechamente relacionados no serán equivalentes en sus nichos ambientales; pero estarán más conservados a lo esperado según esta disponibilidad, como lo han soportado estudios previos sobre el conservadurismo de nicho de especies o complejos de especies estrechamente relacionados (Graham *et al.*, 2004; McCormack *et al.*, 2010; Navarro-sigüenza *et al.*, 2020). Este grupo de especies presenta tiempos de divergencia estimados entre 0.3 y 2.5 *Mya* y son consistentes con la hipótesis de los refugios pleistocénicos propuesta por Haffer (1969), la cual sugiere que muchas especies neotropicales existentes, se originaron después del neógeno (< 2.6 *Mya*; Cohen *et al.*, 2013) como resultado de fluctuaciones ambientales impulsadas por ciclos de enfriamiento y calentamiento global y propone que durante los periodos fríos, los bosques andinos se fragmentaron, aislando poblaciones de taxones obligados del bosque, permitiendo la diferenciación alopátrica e impulsando la diversificación de especies (Garzón-Orduña *et al.*, 2014). Bajo este escenario, el conservadurismo de nicho podría haber promovido el aislamiento de las poblaciones durante estas severas oscilaciones climáticas, ya que las especies no logran adaptarse a las nuevas condiciones ambientales generadas por la fragmentación (Dowell & Hekkala, 2016; Trujillo-Arias *et al.* 2018) quedando aisladas de otras poblaciones por regiones intermedias con ambientes diferentes.

Aunque estudios recientes han sugerido que las especies estrechamente relacionadas con distribuciones alopátricas tienden a conservar sus nichos ecológicos ancestrales, especialmente cuando se ponen a prueba utilizando modelos nulos de divergencia de *background* (McCormack *et al.*, 2010; Peterson, 2011; Trujillo-arias *et al.*, 2018), en este

trabajo también se encontró evidencia que rechaza esta hipótesis para cuatro pares de especies hermanas.

Las comparaciones entre los pares de especies *S. castanea* - *S. unirufa* y *T. labradorides* - *T. rufigenis* indicaron conservadurismo de nicho en una dirección, pero no en su comparación complementaria. Es probable que este resultado se deba a las diferencias en la heterogeneidad del entorno ambiental de las especies. *S. unirufa* y *T. labradorides* tienen una distribución muy amplia a lo largo de la cordillera de los Andes desde Colombia hasta Perú entre los 1700 – 3200 m y 1400 – 2600 m respectivamente (Birdsoftheworld.org, 2020); por lo tanto, la heterogeneidad de sus entornos ambientales y la disponibilidad de hábitat será mayor a la de sus especies hermanas *S. castanea* y *T. labradorides*, con distribuciones geográficas restringidas en la cordillera de la Costa del norte de Venezuela entre los 900 – 2000 m y 1400 – 2600 m, respectivamente (Birdsoftheworld.org, 2020). Al realizar la comparación en una dirección, la especie con mayor heterogeneidad y disponibilidad de nicho podrá predecir mejor el hábitat de su especie hermana, dando como resultado que sus nichos sean más similares de lo que se esperaría según las condiciones climáticas disponibles en sus regiones; aunque su similitud general sea baja y debido a esto es rechazada la hipótesis de conservadurismo de nicho (Nakazato *et al.*, 2010). Estos pares de especies presentan tiempos de divergencia estimados de 4 *Mya*, que son mucho más antiguos que para aquellas especies en que se reporta conservadurismo de nicho y sus distribuciones son consistentes con un evento geológico de deformación descendente durante el Mioceno (5.3 *Mya*), que cortó la conexión entre la Cordillera de la Costa y la cadena principal de la cordillera de los Andes (Liddle, 1946), patrón de divergencia que ha sido reportado en diferentes estudios filogeográficos en grupos taxonómicos como reptiles (Rivas *et al.*, 2005) y colibríes (Chaves

et al., 2011). Debido a estos eventos es posible que las especies *S. castanea* y *T. rufigenis* colonizaron y persistieron en macizos montañosos de baja elevación, aislados geográficamente de la cadena principal de la cordillera de los Andes y al quedar restringidas a la zona costera del norte de Venezuela la heterogeneidad ambiental y la disponibilidad de hábitat se redujeron. De acuerdo a estos eventos, es posible aquí plantear un escenario en el cual las poblaciones en esos macizos aislados se adaptaron a las condiciones ambientales específicas disponibles en estas regiones de baja altitud, en las que han persistido hasta el presente indicando ya una divergencia en sus nichos con respecto a su especie hermana de más amplia distribución.

En los pares de especies *D. caudata* – *D. hellmayri* con tiempo de divergencia de 0.03 *Mya*, se observa una diferencia en el rango de sus distribuciones. *D. caudata* se distribuye ampliamente sobre los Andes entre los 1500 – 2600 m (Birdsoftheworld.org, 2020), mientras que *D. hellmayri* tiene una distribución restringida a la Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM) entre los 600 – 2200 m (Birdsoftheworld.org, 2020). la SNSM, está separada de la Cordillera principal por tierras bajas y es considerada un centro de endemismo para múltiples grupos de plantas y animales (Anthelme *et al.*, 2014; Hazzi *et al.*, 2018), donde varias poblaciones endémicas y tradicionalmente consideradas como subespecies de especies con amplia distribución han recibido el estatus de especie (Cadena *et al.*, 2016; Lozano-Jaramillo *et al.*, 2014; Isler *et al.*, 2012) y se ha sugerido que el aislamiento de estas poblaciones se ha producido por procesos de vicarianza de elevación y dispersión andina facilitados por la oscilación de temperatura del Pleistoceno (Hazzi *et al.*, 2018). Bajo este escenario la adaptación a los ambientes disponibles en tierras más bajas podría haber

impulsado la divergencia de nicho entre estos pares de especies y es algo también soportado por lo reciente que parece haber sido la diferenciación de ambas especies.

Por último, los pares de especies *A. nigrocristatus* – *A. reguloides* distribuidas ampliamente sobre los Andes exhiben una diferencia de altitud en sus distribuciones. *A. nigrocristatus* se encuentra restringida al hábitat montano en elevaciones entre 2200 – 4200 m (Birdsoftheworld.org, 2020), mientras que su especie hermana *A. reguloides* habita la ladera occidental de los Andes peruanos desde el nivel del mar hasta ~ 4200 m (Birdsoftheworld.org, 2020). Evidencia filogenética indica que esta adaptación a baja altitud en *A. reguloides* ocurrió después de su divergencia de un ancestro restringido de gran altitud (DuBay & Witt, 2012) y a pesar que las dos especies son generalistas tolerantes a zonas áridas, esta diferencia en elevación puede estar asociada con diferencias en factores ambientales como la temperatura y la precipitación (Wang *et al.* 2017) lo que explica las diferencias de nichos observadas entre estos pares de especies.

Bajo estos escenarios, la evidencia de la divergencia de nicho respalda un papel para la especiación ecológica, en el que la selección natural divergente promueve la diversificación a través de la adaptación a las condiciones climáticas disponibles (Wang *et al.* 2017; Wooten & Gibbs, 2012; Zhao *et al.* 2019) y sugiere que la divergencia de nicho en conjunto con el aislamiento geográfico y la deriva genética es un factor involucrado en la especiación (Wang *et al.* 2017).

6 Conclusiones

En este trabajo se soportó la hipótesis de conservadurismo de nicho en la mayoría de especies de aves hermanas neotropicales analizadas y se sugiere que este conservadurismo promovió la diversificación de linajes durante las oscilaciones climáticas del pleistoceno de acuerdo a los tiempos de divergencia de estos pares de especies; sin embargo, la divergencia de nicho encontrada en algunos pares de especies sugiere que, aunque el conservadurismo de nicho es el patrón más común observado, no es el único factor implicado en la diversificación en especies y linajes estrechamente relacionados y aporta evidencia de la divergencia de nicho, por posible adaptación a ambientes locales, como otro posible factor de diversificación en especies neotropicales con distribuciones alopatricas.

7 Recomendaciones

1. Los modelos de nicho fueron generados como el promedio de 10 réplicas para cada especie y su robustez se determinó mediante el uso de la métrica AUC, principalmente por que es una métrica que viene implementada automáticamente en MaxEnt y por otro lado, ha sido una métrica ampliamente utilizada para determinar si un modelo presenta buena resolución estadística del modelo de una especie, por lo que nos permitía comparar nuestros resultados con otros trabajos similares. Sin embargo, diferentes autores han rechazado el uso de esta métrica y han

expuesto diferentes razones por las cuales no se debería tener en cuenta para seleccionar un modelo (Lobo *et al.*, 2008; Peterson *et al.*, 2008). Debido a esto, verificar la robustez de los modelos mediante otras métricas podría soportar mejor los resultados.

2. Dado que este trabajo se basó en el uso de una metodología ampliamente utilizada en los últimos años, de tal manera que nuestros resultados fueran comparables con aquellos en donde se evaluaba la misma hipótesis, se utilizó la metodología propuesta por Warren *et al.*, (2008). Sin embargo, un punto importante a tener en cuenta, es que los resultados aplicando esta metodología podrían estar condicionados por el área de estudio que se delimitó y el *background* delimitado para cada especie, por lo que puede existir un sesgo que podrían estar condicionado los valores reales de solapamiento entre los pares de especies. Debido a esto, utilizar otro enfoque además del ya mencionado, como la propuesta de Broennimann *et al.* (2012), podría dar soporte a los resultados. Ambos programas utilizan el mismo principio estadístico e índice para evaluar el solape entre nichos, con la principal diferencia de que la propuesta de Broennimann hace esta comparación directamente en el espacio ambiental o ecológico, mientras que ENMTools requiere hacerla en el espacio geográfico y ha sido utilizado en los últimos años para evaluar la misma hipótesis en otros grupos taxonómicos (Moreno-Estrada *et al.*, 2020).

3. Para los Andes del Norte aún se siguen generando nuevos datos sobre ampliaciones de distribución de varias especies de aves (ver Arbeláez-Cortés, 2013 Biodiversity and Conservation así como varios artículos que lo citan) lo cual genera una incertidumbre alrededor de cualquier medición de distancia entre las distribuciones de cualquier par de especies en esta zona, que podría disminuir el valor de la inclusión de

variables como las distancias filogenética y geográficas, como parte de las posibles explicaciones sobre las métricas comparando el nicho de especies hermanas. Sin embargo, evaluar estas variables en relación a los valores de solapamiento de los nichos observados podría dar mayor soporte a la relación entre los nichos similares y las especies hermanas.

Referencias Bibliográficas

- Anthelme, F., Jacobsen, D., Macek, P., Meneses, R. I., Moret, P., Beck, S., & Dangles, O. (2014). Biodiversity patterns and continental insularity in the tropical High Andes. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 46(4), 811–828.
- Apps.ingeapps.com. (2020). Kml Reader. [Online] Available at: <<http://www.apps.ingeapps.com/gtools/es/kml-reader.php>> [Accessed 20 November 2020].
- Arnegard, M. E., McGee, M. D., Matthews, B., Marchinko, K. B., Conte, G. L., Kabir, S... & Schluter, D. (2014). Genetics of ecological divergence during speciation. *Nature*, 511(7509), 307–311.
- Avendaño, J. E., Barker, F. K., & Cadena, C. D. (2016). The Yellow-green Bush-tanager is neither a bush-tanager nor a sparrow: Molecular phylogenetics reveals that *Chlorospingus flavovirens* is a tanager (Aves: Passeriformes; Thraupidae). *Zootaxa*, 4136(2), 373–381.
- Baldwin, R. A. (2009). Use of maximum entropy modeling in wildlife research. *Entropy*, 11(4), 854–866.
- Barker, F. K., Burns, K. J., Klicka, J., Lanyon, S. M., & Lovette, I. J. (2015). New insights into New World biogeography: An integrated view from the phylogeny of blackbirds, cardinals, sparrows, tanagers, warblers, and allies. *The Auk*, 132(2), 333–348.
- Beckman, E. J., & Witt, C. C. (2015). Phylogeny and biogeography of the New World siskins

and goldfinches: Rapid, recent diversification in the Central Andes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 87(March), 28–45.

Berner, D., Grandchamp, A. C., & Hendry, A. P. (2009). Variable progress toward ecological speciation in parapatry: Stickleback across eight lake-stream transitions. *Evolution*, 63(7), 1740–1753.

Birdsoftheworld.org. 2020. Birds Of The World - Comprehensive Life Histories For All Bird Species And Families. [Online] Available at: <<https://birdsoftheworld.org/bow/home>> [Accessed 19 December 2019].

Blake, J. G. (2007). Neotropical Forest Bird Communities: A Comparison of Species Richness and Composition at Local and Regional Scales. *The Condor*, 109(2), 237–255.

Broennimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P. B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N. G... & Guisan, A. (2011). Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 481–497.

Burns, K. J., Shultz, A. J., Title, P. O., Mason, N. A., Barker, F. K., Klicka, J... & Lovette, I. J. (2014). Phylogenetics and diversification of tanagers (Passeriformes: Thraupidae), the largest radiation of Neotropical songbirds. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 75(1), 41–77.

Carlos-Júnior, L. A., Barbosa, N. P. U., Moulton, T. P., & Creed, J. C. (2015). Ecological Niche Model used to examine the distribution of an invasive, non-indigenous coral. *Marine Environmental Research*, 103, 115–124.

Chaves, J. A., Weir, J. T., & Smith, T. B. (2011). Diversification in *Adelomyia* hummingbirds follows Andean uplift. *Molecular Ecology*, 20(21), 4564–4576.

- Cicero, C., & Koo, M. S. (2012). The role of niche divergence and phenotypic adaptation in promoting lineage diversification in the Sage Sparrow (*Artemisospiza belli*, Aves: Emberizidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 107(2), 332–354.
- Cohen, K.M., Finney, S. & Gibbard, P.L. (2013) International chronostratigraphic chart v. 2013/01. Available at: <http://www.stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2013-01.jpg>. *Episodes*, 36 (2013), pp. 199-204
- Derryberry, E. P., Claramunt, S., Derryberry, G., Chesser, R. T., Cracraft, J., Aleixo, A... & Brumfield, R. T. (2011). Lineage diversification and morphological evolution in a large-scale continental radiation: The neotropical ovenbirds and woodcreepers (Aves: Furnariidae). *Evolution*, 65(10), 2973–2986.
- DuBay, S. G., & Witt, C. C. (2012). An improved phylogeny of the Andean tit-tyrants (Aves: Tyrannidae): More characters trump sophisticated analyses. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 64(2), 285–296.
- Dowell, R. & Hekkala, S. (2016). Divergent lineages and conserved niches using ecological niche modeling to examine the evolutionary patterns of the Nile monitor (*Varanus niloticus*). *Evolutionary Ecology*, 30(3), 471–485.
- Elith, J., H. Graham, C., P. Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A... & E. Zimmermann, N. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29(2), 129–151. doi:10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2010). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43–57.

doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x

ESRI (2010). ArcMap 10. Environmental Systems Research Institute Inc., Redlands, California. [software]

FitzGerald, A. M. (2017). Division within the North American boreal forest: Ecological niche divergence between the Bicknell's Thrush (*Catharus bicknelli*) and Gray-cheeked Thrush (*C. minimus*). *Ecology and Evolution*, 7(14), 5285–5295.

Garzón-Orduña, I. J., Benetti-Longhini, J. E., & Brower, A. V. Z. (2014). Timing the diversification of the Amazonian biota: Butterfly divergences are consistent with Pleistocene refugia. *Journal of Biogeography*, 41(9), 1631–1638.

Gbif.org. (2019). GBIF. [Online] Available at: <<https://www.gbif.org/>> [Accessed 2 December 2019].

Geonames.org. (2020). GeoNames. [Online] Available at: <<https://www.geonames.org/>> [Accessed 20 November 2020].

Gill, F. B., and Donsker D. B. (2019). IOC World Bird List (v9.2). 2019;

Graham, C. H., Ron, S. R., Santos, J. C., Schneider, C. J., & Moritz, C. (2004). Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution*, 58(8), 1781–1793.

Google Inc. (2019). Google Academics. [Online] Available at: <<https://scholar.google.es/>> [Accessed 2 December 2019].

Guo, W. Y., Lambertini, C., Li, X. Z., Meyerson, L. A., & Brix, H. (2013). Invasion of old world *Phragmites australis* in the new world: Precipitation and temperature patterns

combined with human influences redesign the invasive niche. *Global Change Biology*, 19(11), 3406–3422.

Halley, M. R., Klicka, J. C., Clee, P. R. S., & Weckstein, J. D. (2017). Restoring the species status of *Catharus maculatus* (Aves: Turdidae), a secretive Andean thrush, with a critique of the yardstick approach to species delimitation. *Zootaxa*, 4276(3), 387–404.

Hammer, O., Harper, D., & Ryan, P. (2001) Palaeontological statistics software package for education and data analysis (PAST). *Palaeontologia Electronica*, 4, 4.

Harvey, P. H., & Rambaut, A. (2000). Comparative analyses for adaptive radiations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 355(1403), 1599–1605.

Hazzi, N. A., Moreno, J. S., Ortiz-Movliav, C., & Palacio, R. D. (2018). Biogeographic regions and events of isolation and diversification of the endemic biota of the tropical Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(31), 7985–7990.

Hernández-Romero, P. C., Gutiérrez-Rodríguez, C., Valdespino, C., & Prieto-Torres, D. A. (2017). The Role of Geographical and Ecological Factors on Population Divergence of the Neotropical otter *Lontra longicaudis* (Carnivora, Mustelidae). *Evolutionary Biology*, 45(1), 37–55.

Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15), 1965–1978.

Ho, D., 2003. *Notepad++*. V.6.1.4

- Isler, M. L., Cuervo, A. M., Bravo, G. A., & Brumfield, R. T. (2012). An Integrative Approach to Species-Level Systematics Reveals the Depth of Diversification in an Andean *Thamnophilid*, the Long-tailed Antbird. *The Condor*, 114(3), 571–583.
- Jiguet, F., Barbet-Massin, M., & Henry, P. Y. (2010). Predicting potential distributions of two rare allopatric sister species, the globally threatened *Doliornis* *cotingas* in the Andes. *Journal of Field Ornithology*, 81(4), 325–339.
- Kolanowska, M. (2013). Niche Conservatism and the Future Potential Range of *Epipactis* *helleborine* (Orchidaceae). *PLoS ONE*, 8(10), 1–8.
- Kozak, K. H., & Wiens, J. J. (2006). Does Niche Conservatism Promote Speciation? A Case Study in North American Salamanders. *Evolution*, 60(12), 2604. <https://doi.org/10.1554/06-334.1>
- Liddle, R. A., (1946). The geology of Venezuela and Trinidad (2d ed.): Ithaca, New York, *Palaeontographica Americana*, 890 p.
- Liu, C., White, M., & Newell, G. (2013). Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *Journal of Biogeography*, 40(4), 778–789.
- Lovette, I. J., Pérez-Emán, J. L., Sullivan, J. P., Banks, R. C., Fiorentino, I., Córdoba-Córdoba, S...& Bermingham, E. (2010). A comprehensive multilocus phylogeny for the wood-warblers and a revised classification of the Parulidae (Aves). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57(2), 753–770.
- Lozano-Jaramillo, M., Rico-Guevara, A., & Cadena, C. D. (2014). Genetic differentiation, niche divergence, and the origin and maintenance of the disjunct distribution in the blossomcrown *Anthocephala* *floriceps* (Trochilidae). *PLoS ONE*, 9(9).

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0108345>

- McCormack, J. E., Zellmer, A. J., & Knowles, L. L. (2010). Does niche divergence accompany allopatric divergence in *Aphelocoma* jays as predicted under ecological speciation?: Insights from tests with niche models. *Evolution*, 64(5), 1231–1244.
- Moreno-Contreras, I., Sánchez-González, L. A., Arizmendi, M. del C., Prieto-Torres, D. A., & Navarro-Sigüenza, A. G. (2020). Climatic Niche Evolution in the Arremon brunneinucha Complex (Aves: Passerellidae) in a Mesoamerican Landscape. *Evolutionary Biology*, 1- 10.
- Muñoz-Ortiz, A., Velásquez-Álvarez, Á. A., Guarnizo, C. E., & Crawford, A. J. (2015). Of peaks and valleys: Testing the roles of orogeny and habitat heterogeneity in driving allopatry in mid-elevation frogs (Aromobatidae: Rheobates) of the northern Andes. *Journal of Biogeography*, 42(1), 193–205.
- Nakazato, T., Warren, D. L., & Moyle, L. C. (2010). Ecological and geographic modes of species divergence in wild tomatoes. *American Journal of Botany*, 97(4), 680–693.
- Navarro-Sigüenza, A. G., Almazán-Núñez, R. C., Sánchez-ramos, L. E., Rebón-gallardo, M. F., & Arbeláez-cortés, E. (2020). Relict humid tropical forest in Mexico promotes differentiation in barred woodcreepers *Dendrocolaptes* (Aves: Furnariidae). *4780(May)*, 307–323.
- Norris, D. (2014). Model thresholds are more important than presence location type: Understanding the distribution of lowland tapir (*Tapirus terrestris*) in a continuous Atlantic forest of southeast Brazil. *Tropical Conservation Science*, 7(3), 529–547.
- Ohlson, J. I., Fjeldså, J., & Ericson, P. G. P. (2013). Molecular phylogeny of the manakins

- (Aves: Passeriformes: Pipridae), with a new classification and the description of a new genus. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 69(3), 796–804.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E... & Kassem, K. R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*, 51(11), 933.
- Orme, C., Davies, R., Burgess, M., Eigenbrod, F., Pickup, N., Olson, V. A., ... & Owens, I. P. F. (2005). Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature*, 436(7053), 1016–1019.
- Payne, P., Polechová, J., & Payne, P. (2020). Sympatric ecological divergence with coevolution of niche preference: Sympatric divergence with niche choice. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 375(1806).
- Peterson, A. T., Soberón, J., & Sánchez-Cordero, V. (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285(5431), 1265–1267.
- Peterson, A. T. (2011). Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, 38(5), 817–827.
- Phillips, S. B., Aneja, V. P., Kang, D., & Arya, S. P. (2006). Modelling and analysis of the atmospheric nitrogen deposition in North Carolina. *International Journal of Global Environmental Issues*, 6(2–3), 231–252.
- Phillips, S. J., & Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31(2), 161–175.
- Price, T. (1997). Correlated evolution and independent contrasts. *Philosophical Transactions*

of the Royal Society B: Biological Sciences, 352(1352), 519–529.

PubMed. (2019). Pubmed. [En línea] disponible: <<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/>> [Acceso 2 December 2019].

Ramoni-Perazzi, P., Schuchmann, K. L., Weller, A., Soto-Werschitz, I. A., & Passamani, M. (2020). Niches and radiations: a case study on the Andean sapphire-vented puffleg *Eriocnemis luciani* and coppery-naped puffleg *E. sapphiropygia* (Aves, Trochilidae). *Journal of Avian Biology*, 51(1), 1–22.

Richmond, J. Q., & Reeder, T. W. (2002). Evidence for parallel ecological speciation in scincid lizards of the *Eumeces skiltonianus* species group (Squamata: Scincidae) - Richmond - 2007 - Evolution - Wiley Online Library. *Evolution*, 56(7), 1498–1513.

Rivas, G., Schargel, W. E., & Meik, J. M. (2005). A new species of *Riama* (Squamata: Gymnophthalmidae), endemic to the Península de Paria, Venezuela. *Herpetologica*, 61(4), 461–468.

Rundle, H. D., & Schluter, D. (2012). Natural selection and ecological speciation in sticklebacks. *Adaptive Speciation*, January, 192–209.

Salaman, P. G. W., Donegan, T. M. & Cuervo, A. M. 2002a. New distributional bird records from Serranía de San Lucas and adjacent Central Cordillera of Colombia. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 122: 285–304.

Schliewen, U., Rassmann, K., Markmann, M., Markert, J., Kocher, T., & Tautz, D. (2001). Genetic and ecological divergence of a monophyletic cichlid species pair under fully sympatric conditions in Lake Ejagham, Cameroon. *Molecular Ecology*, 10(6), 1471–1488.

- Schoener, T. W. (1968). The *Anolis* Lizards of Bimini: Resource Partitioning in a Complex Fauna. *Ecology*, 49(4), 704–726.
- Schulte, U., Hochkirch, A., Lötters, S., Rödder, D., Schweiger, S., Weimann, T., & Veith, M. (2012). Cryptic niche conservatism among evolutionary lineages of an invasive lizard. *Global Ecology and Biogeography*, 21(2), 198–211.
- Sedano, R. E., & Burns, K. J. (2010). Are the Northern Andes a species pump for Neotropical birds? Phylogenetics and biogeography of a clade of Neotropical tanagers (Aves: Thraupini). *Journal of Biogeography*, 37(2), 325–343.
- Shabani, F., Kumar, L., & Ahmadi, M. (2016). A comparison of absolute performance of different correlative and mechanistic species distribution models in an independent area. *Ecology and Evolution*, 6(16), 5973–5986.
- Trujillo-Arias, N., Calderón, L., Santos, F. R., Miyaki, C. Y., Aleixo, A., Witt, C. C...& Cabanne, G. S. (2018). Forest corridors between the central Andes and the southern Atlantic Forest enabled dispersal and peripatric diversification without niche divergence in a passerine. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 128, 221–232.
- Vázquez-López, M., Morrone, J., Ramírez-Barrera, S., López-López, A., Robles-Bello, S. & Hernández-Baños, B. (2020). Multilocus, phenotypic, behavioral, and ecological niche analyses provide evidence for two species within *Euphonia affinis* (Aves, Fringillidae). *ZooKeys*, 952, 129.
- Vertnet.org. (2020). Vertnet-Home. [Online] Available at: <<http://vertnet.org/>> [Accessed 2 December 2019].
- Wachter, G. A., Papadopoulou, A., Muster, C., Arthofer, W., Knowles, L. L., Steiner, F. M.,

- & Schlick-Steiner, B. C. (2016). Glacial refugia, recolonization patterns and diversification forces in Alpine-endemic *Megabunus* harvestmen. *Molecular Ecology*, 25(12), 2904–2919.
- Wang, P., Liu, Y., Liu, Y., Chang, Y., Wang, N., & Zhang, Z. (2017). The role of niche divergence and geographic arrangement in the speciation of Eared Pheasants (*Crossoptilon*, Hodgson 1938). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 113, 1–8.
- Warren, D. L., Glor, R. E., & Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62(11), 2868–2883.
- Warren, D. L., Glor, R. E., & Turelli, M. (2010). ENMTools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, 33(3), 607–611.
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V... & Stephens, P. R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13(10), 1310–1324.
- Wooten, J. A., & Gibbs, H. L. (2011). Niche divergence and lineage diversification among closely related *Sistrurus* rattlesnakes. *Journal of Evolutionary Biology*, 25(2), 317–328.
- Zhao, Q., Zhang, H., & Wei, J. (2019). Climatic niche comparison across a cryptic species complex. *PeerJ*, 2019(5), 1–18.
- Zurell, D., Jeltsch, F., Dormann, C. F., & Schröder, B. (2009). Static species distribution models in dynamically changing systems: How good can predictions really be? *Ecography*, 32(5), 733–744.

Apéndices

Apéndice A. Pares de especies seleccionadas a partir de reconstrucciones filogenéticas publicadas entre el 2010 y el 2019.

Pares de Especies	Familia	Referencia
<i>Anairetes nigrocristatus</i> - <i>A. reguloides</i>	Tyrannidae	DuBay & Witt, 2012
<i>Spinus olivaceus</i> - <i>S. spinescens</i>	Fringillidae	Beckman & Witt, 2015
<i>Myioborus melanocephalus</i> - <i>M. ornatus</i>	Parulidae	Barker <i>et al.</i> , 2015; Lovette <i>et al.</i> , 2010
<i>Drymophila caudata</i> - <i>D. hellmayri</i>	Thamnophilidae	Isler <i>et al.</i> , 2012
<i>Synallaxis castanea</i> - <i>S. unirufa</i>	Furnariidae	Derryberry <i>et al.</i> , 2011
<i>Lepidothrix coeruleocapilla</i> - <i>L. isidorei</i>	Pipridae	Ohlson <i>et al.</i> , 2013
<i>Chlorochrysia calliparaea</i> - <i>C. nitidissima</i>	Thraupidae	Avendaño <i>et al.</i> , 2016; Barker <i>et al.</i> , 2015; ; Burns <i>et al.</i> 2014; Sedano & Burns, 2010.
<i>Iridosornis analis</i> - <i>I. porphyrocephalus</i>	Thraupidae	Avendaño <i>et al.</i> , 2016; Barker <i>et al.</i> , 2015; ; Burns <i>et al.</i> 2014; Sedano & Burns, 2010.
<i>Bangsia aureocincta</i> - <i>B. edwardsi</i>	Thraupidae	Avendaño <i>et al.</i> , 2016; Barker <i>et al.</i> , 2015; ; Burns <i>et al.</i> 2014; Sedano & Burns, 2010.
<i>Tangara laboratorides</i> - <i>T. rufigenis</i>	Thraupidae	Burns <i>et al.</i> 2014; Sedano & Burns, 2010.

Apéndice B. Número de registros recopilados de las bases de datos para cada especie. Los puntos únicos georeferenciados representa la matriz de datos final luego de la depuración y curación de datos.

Especies	GBIF	GBIF DOI	VertNet	Puntos únicos georeferenciados
<i>A. nigrocristatus</i>	853	https://doi.org/10.15468/dl.sz9vgw	-	104
<i>A. reguloides</i>	1233	https://doi.org/10.15468/dl.xxcnfn	-	133
<i>S. olivaceus</i>	5814	https://doi.org/10.15468/dl.tt7nen	-	172
<i>S. spinescens</i>	2553	https://doi.org/10.15468/dl.ictkmv	-	416
<i>M. melanocephalus</i>	15.609	https://doi.org/10.15468/dl.fn74ar	-	556
<i>M. ornatus</i>	11.107	https://doi.org/10.15468/dl.eluym9	-	511
<i>D. caudata</i>	1041	https://doi.org/10.15468/dl.oz8d69	429	27
<i>D. hellmayri</i>	858	https://doi.org/10.15468/dl.txbacd	-	19
<i>S. castanea</i>	772	https://doi.org/10.15468/dl.rigwtj	-	19
<i>S. unirufa</i>	8575	https://doi.org/10.15468/dl.a4sab2	-	458
<i>L. coeruleocapilla</i>	338	https://doi.org/10.15468/dl.1cjjkw	-	31
<i>L. isidorei</i>	1028	https://doi.org/10.15468/dl.e3jaoa	-	62
<i>C. calliparaea</i>	3675	https://doi.org/10.15468/dl.9656vp	-	164
<i>C. nitidissima</i>	2452	https://doi.org/10.15468/dl.0wi3py	-	95
<i>I. analis</i>	2099	https://doi.org/10.15468/dl.b0d18k	-	119
<i>I. porphyrocephalus</i>	2383	https://doi.org/10.15468/dl.jxz0sx	-	129
<i>B. aureocincta</i>	1615	https://doi.org/10.15468/dl.pjkgoa	-	31
<i>B. edwardsi</i>	1366	https://doi.org/10.15468/dl.qg3exl	39	49
<i>T. labradorides</i>	10.657	https://doi.org/10.15468/dl.rynivi	-	264
<i>T. rufigenis</i>	271	https://doi.org/10.15468/dl.ktui8h	29	15

Apéndice C. Selección de variables bioclimáticas para el modelamiento y análisis de nichos.

Especies	Correlación de Pearson <0.9	Importancia de permutación >0.5	Test de similaridad de background
Anairetes			Bio1,Bio2,Bio4,Bio7,Bio12,Bio14,Bio15,Bio19
<i>A. nigrocristatus</i>	Bio1,Bio2,Bio3,Bio4,Bio12,Bio13,Bio14,Bio15,Bio18,Bio19	Bio1,Bio2,Bio4,Bio12,Bio15,Bio19	
<i>A. reguloides</i>	Bio1,Bio2,Bio4,Bio7,Bio14,Bio15,Bio19	Bio1,Bio2,Bio4,Bio7,Bio14	
Spinus			Bio1,Bio2,Bio3,Bio4,Bio12,Bio15,Bio19
<i>S. olivaceus</i>	Bio1,Bio2,Bio3,Bio4,Bio12,Bio15,Bio18,Bio19	Bio1,Bio2,Bio3,Bio4,Bio12,Bio15,Bio19	
<i>S. spinescens</i>	Bio1,Bio2,Bio3,Bio4,Bio12,Bio13,Bio14,Bio15,Bio18,Bio19	Bio1,Bio2,Bio4,Bio12	
Myioborus			Bio1,Bio2,Bio7,Bio19
<i>M. melanocephalus</i>	Bio1,Bio2,Bio3,Bio4,Bio12,Bio13,Bio14,Bio15,Bio18,Bio19	Bio1,Bio2,Bio19	
<i>M. ornatus</i>	Bio1,Bio2,Bio3,Bio4,Bio7,Bio12,Bio13,Bio14,Bio15,Bio18,Bio19	Bio1,Bio7,Bio19	
Drymophila			Bio1,Bio2,Bio4,Bio12,Bio13,Bio14,Bio15,Bio19
<i>D. caudata</i>	Bio1,Bio3,Bio4,Bio7,Bio12,Bio13,Bio15,Bio18	Bio1,Bio4,Bio15	
<i>D. hellmayri</i>	Bio1,Bio2,Bio3,Bio4,Bio12,Bio13,Bio14,Bio15,Bio16,Bio19	Bio2,Bio4,Bio12,Bio19	
Synallaxis			Bio1,Bio4,Bio12,Bio14,Bio17
<i>S. castanea</i>	Bio1,Bio3,Bio4,Bio12,Bio13,Bio14,Bio15,Bio17,Bio18,Bio19	Bio1,Bio4,Bio12,Bio15,Bio17	
<i>S. unirufa</i>	Bio1,Bio2,Bio3,Bio4,Bio12,Bio14,Bio15,Bio18,Bio19	Bio1,Bio4,Bio12,Bio14	
Lepidothrix			Bio1,Bio7,Bio12,Bio14,Bio15,Bio19
<i>L. coeruleocephala</i>	Bio1,Bio2,Bio3,Bio7,Bio12,Bio15,Bio19	Bio1,Bio7,Bio12,Bio15,Bio19	
<i>L. isidorei</i>	Bio1,Bio2,Bio3,Bio4,Bio12,Bio14,Bio15,Bio19	Bio1,Bio4,Bio12,Bio14,Bio15,Bio19	
Chlorochrysa			Bio1,Bio2,Bio3,Bio4,Bio6,Bio12,Bio14,Bio15,Bio19
<i>C. calliparaea</i>	Bio1,Bio2,Bio3,Bio4,Bio6,Bio12,Bio15,Bio18,Bio19	Bio1,Bio4,Bio6,Bio12,Bio15	
<i>C. nitidissima</i>	Bio1,Bio2,Bio3,Bio4,Bio12,Bio14,Bio15,Bio18,Bio19	Bio1,Bio2,Bio3,Bio14,Bio15,Bio19	
Iridosornis			Bio1,Bio2,Bio3,Bio4,Bio12,Bio15
<i>I. analis</i>	Bio1,Bio2,Bio3,Bio4,Bio12,Bio15,Bio19	Bio1,Bio2,Bio4,Bio15	
<i>I. porphyrocephalus</i>	Bio1,Bio2,Bio3,Bio4,Bio12,Bio15,Bio17	Bio1,Bio2,Bio3,Bio12,Bio15	
Bangsia			Bio1,Bio2,Bio3,Bio4
<i>B. aureocincta</i>	Bio1,Bio2,Bio3,Bio4,Bio12,Bio13,Bio14,Bio15,Bio18	Bio1,Bio2,Bio3,Bio4	
<i>B. edwardsi</i>	Bio1,Bio2,Bio3,Bio4,Bio12,Bio13,Bio14,Bio15,Bio16,Bio19	Bio1,Bio2,Bio4,Bio19	
Tangara			Bio1,Bio2,Bio3,Bio12,Bio13,Bio14,Bio16,Bio17,Bio19
<i>T. labradorides</i>	Bio1,Bio2,Bio3,Bio4,Bio12,Bio13,Bio14,Bio18,Bio19	Bio1,Bio2,Bio3,Bio12,Bio14,Bio19	
<i>T. rufigenis</i>	Bio1,Bio2,Bio3,Bio4,Bio12,Bio13,Bio14,Bio15,Bio16,Bio17,Bio18,Bio19	Bio2,Bio12,Bio13,Bio16,Bio17,Bio19	

Apéndice D. Rendimiento de los ENM de cada especie generados por MaxEnt. AUC indican los valores de área bajo la curva. Los valores de umbral están basados en el umbral de “máxima sensibilidad de prueba más especificidad”.

Especies	ENM AUC	Umbral
<i>A. nigrocristatus</i>	0.971	0.2125
<i>A. reguloides</i>	0.965	0.1972
<i>S. olivaceus</i>	0.945	0.295
<i>S. spinescens</i>	0.939	0.2469
<i>M. melanocephalus</i>	0.908	0.2817
<i>M. ornatus</i>	0.947	0.1668
<i>D. caudata</i>	0.939	0.2374
<i>D. hellmayri</i>	0.992	0.3159
<i>S. castanea</i>	0.991	0.3974
<i>S. unirufa</i>	0.904	0.2635
<i>L. coeruleocapilla</i>	0.985	0.448
<i>L. isidorei</i>	0.971	0.2629
<i>C. calliparaea</i>	0.993	0.2284
<i>C. nitidissima</i>	0.975	0.1674
<i>I. analis</i>	0.954	0.2355
<i>I. porphyrocephalus</i>	0.974	0.1871
<i>B. aureocincta</i>	0.990	0.4354
<i>B. edwardsi</i>	0.980	0.2492
<i>T. labradorides</i>	0.943	0.186
<i>T. rufigenis</i>	0.963	0.7546

Apéndice E. Resultados del análisis de similaridad de nicho. Los valores SpA y SpB representan los tamaños de muestra para la especie A y especie B en una comparación, respectivamente, los valores Dobs obtenidas con la herramienta “Niche Overlap (ASCII)” en ENMTools.

Similaridad de nicho	SpA, SpB	Dobs	Valores D ($p = 0.05$)
<i>A. nigrocristatus</i> - <i>A. reguloides</i>	104, 133	0.26	0.3505
<i>A. reguloides</i> - <i>A. nigrocristatus</i>			0.2897
<i>S. olivaceus</i> - <i>S. spinescens</i>	172, 416	0.26	0.2458
<i>S. spinescens</i> - <i>S. olivaceus</i>			0.1935
<i>M. melanocephalus</i> - <i>M. ornatus</i>	556, 511	0.25	0.1837
<i>M. ornatus</i> - <i>M. melanocephalus</i>			0.1958
<i>D. caudata</i> - <i>D. hellmayri</i>	27, 19	0.05	0.5166
<i>D. hellmayri</i> - <i>D. caudata</i>			0.4297
<i>S. castanea</i> - <i>S. unirufa</i>	19, 458	0.17	0.2122
<i>S. unirufa</i> - <i>S. castanea</i>			0.0956
<i>L. coeruleocapilla</i> - <i>L. isidorei</i>	31, 62	0.18	0.1753
<i>L. isidorei</i> - <i>L. coeruleocapilla</i>			0.1419
<i>C. calliparaea</i> - <i>C. nitidissima</i>	164, 95	0.35	0.2920
<i>C. nitidissima</i> - <i>C. calliparaea</i>			0.1717
<i>I. analis</i> - <i>I. porphyrocephalus</i>	119, 129	0.28	0.2613
<i>I. porphyrocephalus</i> - <i>I. analis</i>			0.1692
<i>B. aureocincta</i> - <i>B. edwardsi</i>	31, 49	0.58	0.3299
<i>B. edwardsi</i> - <i>B. aureocincta</i>			0.3299
<i>T. labradorides</i> - <i>T. rufigenis</i>	264, 15	0.13	0.0432
<i>T. rufigenis</i> - <i>T. labradorides</i>			0.1842

